动 物 学 研 究 2004, Jun. 25 (3): 263－271 CN 53－1040/Q ISSN 0254－5853
Zoological Research

扬子鳄胚胎发育分期

华田苗[1]，王朝林[2]，陈壁辉[1]
(1. 安徽师范大学 生命科学学院；安徽 芜湖 241000；2. 安徽省扬子鳄繁殖研究中心；安徽 宣州 242000)

摘要：本文基于 150 例不同胎龄的扬子鳄胚胎，将扬子鳄胚胎发育过程分成 28 个时期。早期胚胎主要以外部形态如体节、体曲程度、脑泡、感觉器官、附肢、鳃弓、颜面部突起、心脏、皮肤等作为分期标准；晚期胚胎主要以器官发育的组织学指标为分期依据。发现在前 20 个时期中，每个时期的胎龄与密河鳄的很一致，后 8 个时期的胎龄与密河鳄有差异。分析认为，鳄类晚期胚胎的分期依据应增加器官发育的组织学指标，以便使不同鳄类的胚胎发育有一致的分期标准，为鳄类发育生物学后续研究提供基础资料。

关键词：扬子鳄；胚胎发育；分期
中图分类号：Q959.64 **文献标识码**：A **文章编号**：0254－5853(2004)03－0263－09

Stages of Embryonic Development for *Alligator sinensis*

HUA Tian-miao[1], WANG Chao-lin[2], CHEN Bi-hui[1]
(1. *Institute of Life Science, Anhui Normal University, Wuhu* 241000, *China*;
2. *Anhui Research Center for Chinese Alligator Reproduction, Xuanzhou* 242000, *China*)

Abstract: The embryonic development course of *Alligator sinensis* was divided into 28 stages, based upon observations on 150 *A. sinensis* embryos at varied embryonic day, according mainly to their external morphology for early stages of embryos, such as body torsion, brain vesicles, sensory organs' morphology, limbs, branchial arches, facial processes, heart, skin and etc, and chiefly to the histological differentiation of their organs for late stages of embryos. It was found that the embryonic day of *A. sinensis* was relatively in accordance with that of *A. mississippiensis* for each of early 20 stages and was different for late 8 stages presumably due to a different staging method. It was suggested that histological index about organ differentiation should be introduced into the late stages determination for embryonic development of alligator and crocodiles, so as to make an agreement in staging method and to provide with basic documents and objective references for subsequent studies on developmental biology of alligators and crocodiles.

Key words: *Alligator sinensis*; Embryonic development; Staging

Ferguson (1985) 将密河鳄 (*Alligator mississippiensis*)、湾鳄 (*Crocodylus porosus*) 和澳大利亚鳄 (*Crocodylus jobnstoni*) 的胚胎发育过程划分为 28 个时期。前 20 个时期的胚胎发育速度快，胚胎外部形态变化显著，因此主要以外部形态作为分期依据，其中第 1—6 期的体节数因个体间变异很小，亦作为一个早期胚胎的分期标准；后 8 个时期的胚胎发育速度很慢，胚胎外部形态变化很小，胚胎的外部器官主要表现为随着胚胎发育，各器官的体积增大，因此晚期胚胎主要以形态计量测量如体长、眼径、吻长、吻宽、体外卵黄的体积等作为分期的依据。然而，不同种类的鳄，处于同一发育时期胚胎的器官大小差异较大，以致晚期胚胎的分期显得较笼统或不准确 (Ferguson, 1985)。

在过去一些年，我们已对扬子鳄胚胎的各器官进行了系统的组织学研究，对扬子鳄胚胎的组织及细胞分化时间和特点有了较全面的了解：如消化管壁的分层及舌腺、胃腺、肝脏等腺体发生的过程 (Hua et al, 1996a, b, c, d, 2000a; Chen et al, 1997; Li et al, 2002a; Lu et al, 1998)，呼吸管道

收稿日期：2003－12－31；接受日期：2004－03－12
基金项目：安徽省自然科学基金资助项目 (98241716)；安徽省教育厅科研基金资助项目 (2003kj152)；重要生物资源保护与利用安徽省重点实验室经费资助项目

的发生（从喉腔、气管、支气管到肺小腔）和呼吸道上皮细胞（纤毛细胞及杯状细胞等）的分化（Hua et al，1994a，1995a，1998），感觉器官（如内耳膜迷路的形成、视网膜分层、晶状体纤维的分化等）及感受器（味蕾）的发育过程（Hua et al，1994b，c，1996d，e；Li et al，2002b），前、中肾的依次发生与退化以及中、后肾肾小管的细胞分化（Hua et al，2000b；Wang et al，2003），脊髓灰、白质的形成及背角、腹角神经元的发生（Hua et al，2000c），还有胚胎发育中皮肤分层、鳞甲与背腺的发生过程（Hua et al，1996f，g），以及骨骼、肌肉的早期分化（Hua et al，1995b，1998，2000c）特征等。因此，在本文中对扬子鳄胚胎发育的分期，除参考Ferguson（1985）的部分分期方法，还增加了上述胚胎器官发育的组织学指标，使分期进一步精确化。

1 材料和方法

150例扬子鳄卵均来自安徽省扬子鳄繁殖研究中心，于1995—2002年逐年收集。所有的扬子鳄卵均在产出后12 h内收集，立即放在野外人工孵床上进行自然孵化，孵床上方搭有油布棚盖，用以遮阳或挡雨，每天视情况喷水1～2次，使孵床巢材下湿度保持在90%～100%，每天定时记录巢材下温度3次，平均孵育温度约为29 ℃。所取的胚胎均用10%中性甲醛固定，早期胚胎（1～20 d）于Olympus立体解剖镜下观察并照相，后期胚胎因体积较大，在Olympus解剖镜下观察外部形态后，直接用变焦照相机对胚胎进行大体照相。

2 结 果

扬子鳄胚胎发育过程被分成28个时期，各期胚胎的主要特征分别叙述如下：

第1期（卵产出后12 h左右） 胚盘和胚胎位于卵黄的顶端，尚未与卵壳膜相连，胚盘中无明显的血管。体节14～17对。体壁的尾侧约1/3部分尚未从胚盘分化形成。可见第一对鳃弓。在胚体的中部出现简单的“S”形心管。脑前部和后部分别突出形成视泡和听泡，尚无明显的晶状体板和耳板形成。无体曲，胚体与卵黄囊表面呈直角。脑部无明显的分区。胚孔和原条均明显。脊索明显，位于神经管后部的下方。肠内胚层腹侧完全开放。

第2期（孵育第2天，图1） 胚盘的背表面与卵壳膜相连，胚盘中可见少数血丝样的血管。体节18～23对。除尾部外，胚体已基本成形。可见第一、二对鳃弓。“S”形心管的前、中、后部均有所膨大。晶状体板刚出现，视杯尚未形成。耳板凹陷呈浅杯状。无体曲，仅胚体的头端略有弯曲。出现5对前肾小管，位于第5～9对体节处。

第3期（孵育第3天） 体节24～27对。出现3对鳃弓和第一对鳃裂。胚胎的尾端出现钝圆形的尾芽，尾节中无体节。神经管的前部形态发生区域化，形成前、中、后3个脑泡，前后神经孔已闭合。脊髓横断面近圆形，中央管呈长椭圆形。胚孔和原条不明显。中肾开始发生。在前肾后部第10—22对体节处，侧壁中胚层的生中肾组织产生一些有腔或实心的中肾小泡。

第4期（孵育第4天，图2） 体节28～32对。尾芽伸长，较直，基部含2～3对体节。体曲开始产生。第一、二、三对鳃弓明显，出现第一对鳃裂和第二对鳃沟。心脏体积增大并移位至胚体的左侧。前肠门边缘的内胚层上皮内陷形成肝憩室和胰腺腺芽，肝憩室上皮增殖形成许多实心的肝芽。前肾小管退化，位于胚体前部的中肾小泡相互吻合形成“S”形弯曲的中肾小管。

第5期（孵育第5天） 体节33～36对，第一对体节开始消失，仅留下可见的痕迹。尾端略向腹侧弯曲，基部含4～7对体节。胚体前1/3部与后2/3部约呈直角。视泡腹外侧壁与背内侧壁内陷，形成双层视杯，晶状体泡形成。耳板凹陷即将封闭。

第6期（孵育第6天） 体节37～39对，第一体节完全消失。鼻基板出现。耳板凹陷完全封闭，与外胚层脱离联系，形成卵圆形耳泡。端脑的嗅球部出现。倾斜光照射，可见透明的后脑区有4～6对神经原节。脊髓横断面长卵圆形，中央管呈窄而长的梭形。前、后肢芽形成处的组织略向体侧隆起。尾向腹面卷曲近1/2圈，含8～10对体节。在鳃区后面，前肠腹侧的内胚层上皮向腹侧突出形成原始的喉气管沟。

第7期（孵育第7天） 位于26～28对体节处的后肢芽隆起明显。鼻基板开始内陷。尾向腹面卷曲近2/3圈。中脑明显突出。胚体前1/3部与后2/3部约呈60°角。出现3对鳃弓，第一对鳃裂和鳃沟，第二和第三对鳃沟均可见。

第8期（孵育第8天） 前后肢芽均明显，后

肢芽突出呈乳状，比前肢芽稍高。尾卷曲近 1 圈，含 11 ~ 16 对体节。鼻基板内陷形成明显的鼻凹。晶状体泡后壁上皮细胞层增厚，细胞向晶状体腔内延长，形成初级晶状体纤维。位于胚体前部的部分中肾小管的盲端内陷，形成原始的肾小囊。喉气管沟处形成气管食管隔，气管芽与支气管芽形成。

第 9 期（孵育第 9 天）　出现 4 对鳃弓。上颌突明显，并向前延伸达眼的中部。侧鼻突和中鼻突尚不明显。原始口腔顶壁的上皮向端脑底部的漏斗区内陷，形成拉克氏囊（Rathke's pouch）。后肢芽隆起增高并略向体后部延伸。尾卷曲 1 圈，约含 17 ~ 20 对体节。心房与心室明显分化。

第 10 期（孵育第 10—11 天，图 3）　出现 5 对鳃弓，第一、二对鳃弓的腹部合并在一起，且第二对鳃弓向后生长，掩盖第三对鳃弓的前半，第四、五对鳃弓很小。中鼻突和侧鼻突均明显，上颌突向前延伸，达中、侧鼻突后联合。尾卷曲 1 又 1/4 圈。耳泡向背腹方向拉长，形成球囊部与椭圆囊部，椭圆囊部出现了前后侧壶腹原基的分化。眼的虹膜部出现少数色素沉积。前肠的肝突附近开始出现胃膨大。

第 11 期（孵育第 12 天，图 4）　前后肢芽均向尾侧延伸，前肢芽的末端较细，后肢芽的末端较膨大。尾卷曲 1 又 1/2 圈。第二对鳃弓生长超出了第三对鳃弓，第四、五对鳃弓开始融合。在中、侧鼻突之间，鼻凹裂开始形成。上颌突呈球棒状，延伸至中、侧鼻突的汇合处。肺芽形成。肝脏呈浅红色，明显分左右两叶，肝细胞索横切面上由 8 ~ 10 个肝细胞围成。胆囊原基形成。眼角膜具 3 层细胞，视网膜神经上皮明显增厚（约 116 μm），晶状体泡的侧壁上皮开始向晶状体泡中延伸，形成次级晶状体纤维。内耳的膜蜗管已从球囊的腹内侧突出产生。靠胚胎前部的中肾小管多弯曲，肾小囊形成。脊髓套层的腹侧明显扩大，脊髓周缘出现一薄层白质。

第 12 期（孵育第 13—14 天，图 5）　前肢芽中部出现缢缩，有近轴部（上臂）和远轴部（前臂）结构分化的趋势，间质细胞开始向中央聚集，形成软骨化区，但尚未发生软骨化。第一、二对鳃弓聚合在一起，并向尾侧生长而超出第三对鳃弓，到达第三、四对鳃弓的联合处，共同形成下颌；第四、五对鳃弓很小，仍可见。间充质开始在气管及消化管周围聚集，形成明显的间充质密集层。

第 13 期（孵育第 15—16 天，图 6）　前肢芽中部略弯曲，开始出现近轴部和远轴部结构的分化，前、后肢芽末端均明显扩大，后肢芽的近轴部出现软骨化区和肌肉发生区。尾卷曲约 1 又 3/4 圈。眼径明显增大，虹膜色素显著增多，视网膜神经上皮中开始出现节细胞的内迁。聚合的第一、二对鳃弓的生长完全超越了第三鳃弓，抵达围心腔位置，下颌变得明显，第四、五对鳃弓几乎看不见。

第 14 期（孵育第 17—18 天，图 7）　前后肢芽末端进一步扩大，形成明显的掌面和足板。前肢芽的远轴部亦出现软骨化区和肌肉形成区。上颌伸长稍超出心室腹缘，下颌长度小于 1/2 上颌。内耳蜗管延长，耳囊在背、腹部及外侧部出现了部分软骨化，上耳盖生长超出外耳孔。视网膜可分辨节细胞层和视神经纤维层。脊髓灰质的背、腹角均明显，白质可分背索、侧索及腹索。脊柱骨开始出现很弱的软骨化。肺芽内的支气管末端产生二级分支。大部分中肾组织已形成完整的肾单位，具有类似成体肾的肾小囊和肾小球结构，肾小管可分颈段、近球小管和远球小管，颈段上皮为纤毛柱状上皮；后肾刚开始发生，出现输尿管芽及其诱导形成的生后肾小泡。聚合的第一、二对鳃弓的生长，完全融合了第三、四、五对鳃弓，共同形成下颌的基部和颈部。

第 15 期（孵育第 19—20 天，图 8）　前、后肢中部均有明显的弯曲，前肢掌面和后肢足板扩大呈扇形，可见足板中胚层浓缩形成的 3 条趾线。尾卷曲达 2 圈。上颌比前一期明显伸长，下颌延长达上颌的 1/2 长度处。眼球晶状体周围的虹膜上出现不规则的色素花纹，每侧眼的上部有略隆起的组织缘，为上眼睑原基。内耳的 3 个半规管已基本形成，蜗管明显伸长并弯曲。气管与支气管上皮出现明、暗两类细胞，支气管末端在肺后部内形成 4 ~ 5 级分支。肝细胞索横断面由 6 ~ 8 个肝细胞围成，毛细胆管明显。皮肤的表皮仅由周皮层和生发层两层细胞构成。

第 16 期（孵育第 21—22 天，图 9）　前肢掌面具 3 条指线，后肢足板 4 条趾线。尾卷曲超出 2 圈。上颌伸长，远超出心腔，下颌延伸达上颌 3/4 处。除脑部及尾部外，胚体开始变得不透明。

第 17 期（孵育第 23—24 天，图 10）　前肢掌面和后肢足板的指（趾）线均明显，前肢掌面 5 条，后肢足板 4 条，指（趾）间组织的边缘稍凹

陷，使掌面和足板呈多边形；前肢在外形上出现明显的上臂、前臂和腕掌指部结构的区分，后肢出现大腿，小腿和跗蹠趾部的分化。视网膜节细胞层清晰，出现很窄的内网状层（约 12.5 μm 厚)。外耳与成体时相似，外耳盖明显。气管、支气管周围的间充质细胞进一步密集，气管及支气管上皮游离面出现少数褶皱；肺前、后部的肺腔均产生多级分支。中肾的发育达到顶峰时期，以后逐渐出现退化；后肾的肾小管及肾小囊开始形成，肾小管短而直。消化管壁开始出现粘膜下层和环形的肌层，肝毛细胆管的腔面有少数肝细胞膜形成的皱褶。脊髓灰质的背角及腹角明显扩大，细胞分布变稀疏，神经细胞呈不规则多边形，有突起形成，背侧的灰质联合处有背正中隔存在；肉眼可见后脑区有少数血管。

第18期（孵育第25—26天，图11） 前肢指间组织边缘稍凹，后肢第1、2趾间和2、3趾间的趾间裂深度约达其趾长的1/4。下颌长度与上颌几乎接近。脑血管明显，背部皮肤在倾斜光下可见有棱。上眼睑明显。围心腔的1/2已缩回体腔。

第19期（孵育第27—28天，图12） 前后肢的第1、2指（趾）间裂深度约达指（趾）长的2/3，第2、3指（趾）间裂深达指（趾）长的1/4。整个胚胎均不透明，后脑区血管很发达，呈暗红色，背部及尾部均有肤棱。背部鳞片明显，左右鳞片之间出现很浅的鳞间沟，前后鳞片交界处的原始表皮和真皮向体后斜向突出，形成鳞甲原基。背部中线两侧的第二行鳞片下有左右对称的背腺存在。

第20期（孵育第29—30天） 前、后肢的第1、2和2、3指（趾）间裂已达成体时位置，其他指（趾）间裂尚未分化完毕；后肢第1、2趾趾端开始出现趾爪原基。视网膜内网层显著增厚（约35 μm)，可辨内核层与外核层，外核层出现少数视杆、视锥的萌芽。内耳的前、后壶腹嵴已发育成形，整个内耳完全被软骨囊所包围，中耳的耳柱骨明显。喉腔开始出现背室及左、右腹室的分化；整个肺组织中形成粗细不等、相互连通的管腔结构，呈蜂窝状。中肾出现退化现象，部分肾小球萎缩，肾小管 PAS 反应比 24 d 时明显减弱；后肾的肾小管显著伸长并在皮质部和髓质部之间发生折叠，可分辨近曲小管、肾小管中间段及远曲小管。胃上皮出现少数皱褶并开始内陷形成胃腺原基。肝脏肝小叶明显，毛细胆管腔面的肝细胞膜出现微绒毛，肝细胞中出现少数糖原颗粒和脂滴。

第21期（孵育第31—33天，图13） 后肢第1、2、3趾趾端均出现趾爪，第1、2趾的趾爪末端变尖，并与足板平面形成小的倾斜角；前肢第1、2指指端亦出现指爪，第1指爪与掌面形成微小的倾斜角。上、下眼睑均明显。围心腔的3/4已进入体腔。

第22期（孵育第34—36天，图14—15） 除前肢第4、5指和后肢第4趾外，其他各指（趾）端均形成指（趾）爪；前肢第1、2指和后肢第1、2、3趾的指（趾）爪均形成小的弯曲。整个视网膜部均出现明显的内核层与外核层分化，外网层开始出现，视杆、视锥突起增多。皮肤表皮由3层细胞构成，鳞甲原基突出明显伸长。喉腔的左、右腹室明显扩大，喉软骨化刚开始，软骨囊不清晰，软骨细胞多具分裂相，喉肌纤维短，单核，呈圆形或椭圆形。

第23期（孵育第37—39天，图16） 指（趾）爪均伸长，弯曲度增大，前肢的上臂部及后肢的大腿部皮肤鳞片开始出现。体背部及头部体色变深，呈不均匀的淡黄色。舌表面较平滑，上皮细胞小，外表面呈规则的圆形，中央有小凹。

第24期（孵育第40—42天，图17—18） 指（趾）爪弯曲更明显，前后肢各部分的皮肤鳞片均清晰可辨。整个体背侧（包括附肢及尾部）均出现明显的花纹，色素沉积处呈黄色。眼睑明显伸长，视网膜10层结构清晰可辨，视杆、视锥进一步伸长，形成明显的杆锥层；晶状体除赤道部新生的晶状体纤维外，其他部位均为排列规则的无核晶状体纤维。围心腔已全部进入体腔内。喉软骨化增强，软骨囊明显，喉肌纤维含多个胞核；气管及支气管软骨化区出现，软骨囊不明显；肺内大腔及中等腔上皮为单层柱状上皮，上皮下形成明显的血管层，小腔上皮为单层立方或扁平上皮。后肾肾小管各段开始出现嗜酸、嗜碱着色的差异，肾小体常5~7个聚集在一起，呈扇形排列。舌腺开始发生，消化管壁各层分层明显，胃腺已出现；肝细胞中脂滴分布明显增多。脊髓灰质腹角向腹侧进一步扩展并靠拢，腹正中沟显著加深，中央管周围的灰质略呈“H”形；背角及腹角细胞出现类型分化。

第25期（孵育第43—46天，图19—21） 整个胚体的背部花纹十分清晰，色素沉积处呈深褐色；附肢的掌指部及跗蹠趾部亦出现明显的花纹，

但颜色较体背部浅。下颌后侧缘处可见下颌腺开口。围心腔完全进入体内，且腹侧的胸腔壁在中线处愈合，仅留脐带通向体外。气管和支气管（包括肺内支气管）的管壁均可辨认出粘膜层、粘膜下层、软骨环及外膜层；肺内大腔和中等腔的上皮游离缘均形成明显的纤毛层。

第26期（孵育第47—50天，图22—24） 胚体的花纹颜色变深，呈灰黑色。中肾退化明显，肉眼观中肾组织为白色极薄的线条状，组织切片中可见到一些残留或正在退化的中肾小管，肾小囊和肾小球少见；后肾肾单位排列整齐而紧密，组织结构与成体时相似，肾小管各段的嗜酸、嗜碱性着色显著差异。皮肤表皮可分辨4层细胞，周皮层细胞充满着沉积的色素。舌上皮细胞表面呈规则的多边形，表面微绒毛清晰；舌表面出现许多较小的上皮隆起，为舌乳头，舌乳头之间的上皮内陷形成舌腺；舌上皮中有许多染色较深的细胞团，为味蕾原基。喉软骨化程度与成体时相似，喉肌分化成横纹肌，具明、暗带相间的横纹结构，喉上皮中出现纤毛细胞与幼稚杯状细胞的分化。脊髓灰质腹角的运动神经元出现较长的轴突和丰富的树突。

第27期（孵育第51—55天，图25—26） 皮肤表皮分层与成体时相似。舌上皮中的味蕾体积增大，并向结缔组织内突出，组成味蕾的细胞数量显著增多。气管和支气管（包括肺内支气管）的软骨化程度与成体时相似。胃腺已基本形成，胃底腺为分枝管状腺。所有肝细胞中均含有许多糖原颗粒。

第28期（孵育第56—孵出，图27—29） 孵出时间为第60～62天，此期胚胎的特征与第27期基本相似。皮肤的周皮层退化并与表皮的角质层分离。肺小腔（相当于肺泡）上皮出现Ⅰ、Ⅱ两类呼吸上皮细胞，上皮下形成规则的单层毛细血管环。喉上皮中纤毛细胞表面的纤毛显著伸长，出现部分成熟的杯状细胞。舌上皮中味蕾的顶部出现味孔，味觉细胞有3种类型，味觉细胞的胞质突起形成味毛，抵达或伸出味孔。

3 讨 论

3.1 分期方法

密河鳄、湾鳄及澳大利亚鳄的胚胎发育分期（Ferguson，1984，1985）均以胚胎的器官外形变化及器官的形态测量为依据，以致晚期胚胎（第21—28期）的分期显得较笼统。Ferguson（1985）曾试图根据胚胎的出齿数进一步给晚期胚胎分期，但研究发现孵出前鳄胚的齿数并非是恒定增加的，有些齿在发生后数天会退化而被重吸收。因此，出齿数亦不能作为可靠的分期依据。扬子鳄个体较小，胚胎及胚胎的器官尺寸均较小，这些因素决定了扬子鳄晚期胚胎的分期不能以器官的形态测量为标准，因为它无法与个体较大的密河鳄、湾鳄及澳大利亚鳄的胚胎进行比较。因此，本文在扬子鳄胚胎发育的分期中，引用了较多的组织学指标。这对晚期胚胎的分期尤为重要，因为晚期胚胎的器官外形基本相似，但器官的组织分化和细胞分化却相当显著。如第24期（孵育第40—42天）和第25期（孵育第43—46天）的胚胎，它们的外观基本相似，但某些器官的组织分化程度有较大差异（表1）。

3.2 与其他鳄类的比较

由于早期胚胎发育速度较快，胚胎外部形态变化显著，扬子鳄胚胎发育的前20个时期亦以胚胎外部形态特征作为分期的主要依据。通过比较发现，在孵育的前12或13个时期中，不同鳄类（包

表1 扬子鳄胚胎发育的第24、25期组织分化比较

Table 1 A comparison of histological differentiation between 24th and 25th stage of embryonic development of *Alligator sinensis*

	第24期 Stage 24	第25期 Stage 25
气管软骨 Cartilage of trachea	软骨化很弱，软骨囊不明显 Weak chondrification no evident cartilage capsule	软骨化明显，软骨囊清晰 Vissible chondrification, clear cartilage capsule
消化管壁 Wall of digestive tract	粘膜肌层尚未形成 Mucous muscular layer not formed	粘膜肌层明显 Vissible mucous muscular layer
胃底腺 Fundus glands of stomach	均为短的单管腺 Short and non-branched glands	腺管出现分枝 Branched glands appeared
舌 Tongue	上皮中无味芽（味蕾原基）No taste bud in the epithelium	味芽出现较多 Many taste buds appeared
肺内支气管 Bronchi in the lung	上皮纤毛不明显 No vissible cilia of epithelium	形成明显的纤毛层 Cilia layer was evident


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17



图 1—29　扬子鳄胚胎发育的形态特征

Figs.1－29　Morphological characteristics of embryonic development in *Alligator sinensis*

1．孵育第2天（The 2nd day of incubation）×5
2．孵育第4天（The 4th day of incubation）×4
3．孵育第10天（The 10th day of incubation）×4
4．孵育第12天（The 12th day of incubation）×4
5．孵育第14天（The 14th day of incubation）×4
6．孵育第16天（The 16th day of incubation）×4
7．孵育第18天（The 18th day of incubation）×4
8．孵育第20天（The 20th day of incubation）×4
9．孵育第22天（The 22nd day of incubation）×1.6
10．孵育第24天（The 24th day of incubation）×1.6
11．孵育第26天（The 26th day of incubation）×1.6
12．孵育第28天（The 28th day of incubation）×1.6
13．孵育第32天（The 32nd day of incubation）×0.8
14．孵育第34天（The 34th day of incubation）×0.8
15．孵育第36天（The 36th day of incubation）×0.8
16．孵育第38天（The 38th day of incubation）×0.8
17．孵育第40天（The 40th day of incubation）×0.8
18．孵育第42天（The 42nd day of incubation）×0.8
19．孵育第44天腹面观（Ventral view at 44th day of incubation）×0.8
20．孵育第44天背面观（Dorsal view at 44th day of incubation）×0.8
21．孵育第46天（The 46th day of incubation）×0.8
22．孵育第48天背面观（Dorsal view at 48th day of incubation）×0.8
23．孵育第48天腹面观（Ventral view at 48th day of incubation）×0.8
24．孵育第50天（The 50th day of incubation）×0.8
25．孵育第52天（The 52nd day of incubation）×0.8
26．孵育第54天（The 54th day of incubation）×0.8
27．孵育第56天（The 56th day of incubation）×0.8
28．孵育第58天（The 58th day of incubation）×0.8
29．孵育第62天（The 62nd day of incubation）×0.8

表 2 扬子鳄、密河鳄及湾鳄的胚胎发育分期与孵育时间比较*

Table 2 A comparison of stages and incubation time of embryonic development between *Alligator sinensis*, *Alligator mississippiensis* and *Crocodylus porosus* *

分期 Stages	孵育时间 Incubation day (d)		
	扬子鳄 *Alligator sinensis*	密河鳄 *Alligator mississipppiensis*	湾鳄 *Crocodylus porosus*
1	0 - 1	0 - 1	0 - 1
2	2	2	2
3	3	3	3
4	4	4	4
5	5	5	5
6	6	6	6
7	7	7	7
8	8	8	8
9	9	9	9
10	10 - 11	10 - 11	10
11	12	12	12 - 13
12	13 - 14	13 - 14	14
13	15 - 16	15	16 - 17
14	17 - 18	16 - 17	18 - 19
15	19 - 20	18 - 20	20 - 23
16	21 - 22	21	24
17	23 - 24	22 - 23	25 - 26
18	25 - 26	24 - 26	27 - 30
19	27 - 28	27 - 28	31 - 33
20	29 - 30	29 - 30	34 - 36
21	31 - 33	31 - 35	37 - 45
22	34 - 36	36 - 40	46 - 53
23	37 - 39	41 - 45	54 - 62
24	40 - 42	45 - 50	63 - 70
25	43 - 46	51 - 60	72 - 87
26	47 - 50		72 - 88
27	51 - 55	60 - 63	89 - 92
28	56 - 62	64 - 70	92 - 97

* 密河鳄和湾鳄的数据引自 Ferguson (1985)。

* Data of *Alligator mississippiensis* and *Crocodylus porosus* from Ferguson (1985).

括扬子鳄、密河鳄、湾鳄及澳大利亚鳄）的孵育时间都非常一致（表 2），体现出鳄类早期胚胎发育的共同性。在胚胎发育的第 13 期以后，不同鳄类的发育进程逐渐发生差异，其中，在发育的第 13—20 期中，扬子鳄各期的胚胎孵育时间（天）仍与密河鳄相当吻合，但与湾鳄有明显差异，反映出扬子鳄与密河鳄较近的亲缘关系。

扬子鳄胚胎发育的后 8 个时期（21—28 期）的胚胎孵育时间与密河鳄的有较大差异，主要原因可能有二：一是分期方法不同，密河鳄主要以胚外卵黄体积、胚胎长度等形态计量特征为分期依据，而这些依据并不适合个体明显较小的扬子鳄胚胎，而且胚体卷曲可能导致较大的测量误差；二是两种鳄的胚胎孵育期有差异。就同一物种而言，胚胎孵育期明显受孵育温度影响：在一定范围内，温度愈高，孵育期愈短；温度愈低，孵育期愈长。尽管密河鳄胚胎的孵育温度（30 ℃）比扬子鳄（29 ℃）略高，但其孵育期（64 ~ 70 d）却明显比扬子鳄（60 ~ 62 d）的长，说明这种孵育期的差异属种间差异。

参考文献：

Chen FY, Hua TM, Chen BH. 1997. Histogenesis of lingual gland of *Alligator sinensis* and *Crocodylus porosus* [A]. In: Li DJ, Zhou KY, Fei L, Huang MH. Cultum Herpetologica Sinica, the sixth and seventh edition [M]. Guizhou: Science and Technology Press

of Guizhou. 160 - 164. [陈发扬，华田苗，陈壁辉. 1997. 见：李德俊，周开亚，费 梁，黄美华. 扬子鳄及湾鳄舌腺的组织发生. 两栖爬行动物学研究，第6，7辑. 贵州：贵州科技出版社. 160 - 164.]

Ferguson MMJ. 1984. Craniofacial development in *Alligator mississippiensis* [J]. *Symp. Zool. Soc. Lord.*, **52**: 223 - 273.

Ferguson MMJ. 1985. Post-laying stages of embryonic development for crocodilians [A]. In: Webb GJW. Wildlife Management: Crocodiles and Alligators [M]. London: Academic Press. 427 - 444.

Hua TM, Chen BH, Wang CL. 1994a. Embryonic development of the lung of *Alligator sinensis* [A]. In: Chen YZ, Qian YW, Song DX. Proceedings of the Sixtieth Anniversary of the Founding of China Zoological Society [C]. Bejing: Science and Technology Press of China. 530 - 535. [华田苗，陈壁辉，王朝林. 1994a. 扬子鳄肺的胚胎发育. 见：陈阅增，钱燕文，宋大祥. 中国动物学会成立60周年纪念论文集. 北京：中国科学技术出版社. 530 - 535.]

Hua TM, Chen BH, Wang CL. 1994b. Structure and early embryonic development of inner ear of *Alligator sinensis* [J]. *Acta Zoologica Sinica*, **40** (1): 75 - 81. [华田苗，陈壁辉，王朝林. 1994b. 扬子鳄内耳的组织结构及其早期胚胎发育. 动物学报，**40** (1): 75 - 81.]

Hua TM, Chen BH, Wang CL. 1994c. Embryonic development of *Alligator sinensis* eye [J]. *Acta Anatomica Sinica*, **25** (1): 107 - 110. [华田苗，陈壁辉，王朝林. 1994c. 扬子鳄眼球的胚胎发生. 解剖学报，**25** (1): 107 - 110.]

Hua TM, Chen BH, Wang CL. 1995a. Embryonic development of the trachea and bronchi of *Alligator sinensis* [J]. *Acta Anatomica Sinica*, **26** (2): 219 - 221. [华田苗，陈壁辉，王朝林. 1995a. 扬子鳄胚胎气管、支气管的发生. 解剖学报，**26** (2): 219 - 221.]

Hua TM, Chen BH, Wang CL. 1995b. Morphogenesis of the limb of Chinese *Alligator* [J]. *Journal of Anhui Normal University (Natural Science)*, **18** (3): 38 - 41. [华田苗，陈壁辉，王朝林. 1995b. 扬子鳄胚胎附肢的形态发生. 安徽师范大学学报，**18** (3): 38 - 41.]

Hua TM, Chen BH, Wang CL. 1996a. Histogenesis of the stomach of *Alligator sinensis* embryos [J]. *Acta Anatomica Sinica*, **27** (2): 221 - 224. [华田苗，陈壁辉，王朝林. 1996a. 扬子鳄胚胎胃的组织发生. 解剖学报，**27** (2): 221 - 224.]

Hua TM, Chen BH, Wang CL. 1996b. Histogenesis of the esophagus of *Alligator sinensis* embryos [J]. *Journal of Anhui Normal University (Natural Science)*, **19** (3): 249 - 253. [华田苗，陈壁辉，王朝林. 1996b. 扬子鳄胚胎食管的组织发生. 安徽师范大学学报，**19** (3): 249 - 253.]

Hua TM, Chen BH, Wang CL. 1996c. Morphology of gastric mucosa surface and gastric glands of *Alligator sinensis* [J]. *Sichuan Journal of Zoology*, **15** (4): 159 - 161. [华田苗，陈壁辉，王朝林. 1996c. 初孵扬子鳄胃粘膜表面及胃腺的形态. 四川动物，**15** (4): 159 - 161.]

Hua TM, Chen BH, Wang CL. 1996d. Scanning electron microscopic observations on the surface of embryonic tongue of *Alligator sinensis* [J]. *Acta Anatomica Sinica*, **27** (3): 318 - 321. [华田苗，陈壁辉，王朝林. 1996d. 扬子鳄胚胎舌表面的扫描电镜观察. 解剖学报，**27** (3): 318 - 321.]

Hua TM, Chen BH, Wang CL. 1996e. Preliminary observation on taste bud development of *Alligator sinensis* embryos [J]. *Journal of Suzhou Railway Teachers College*, **13** (1): 34 - 37. [华田苗，陈壁辉，王朝林. 1996e. 扬子鳄味蕾发生的初步观察. 苏州铁道师院学报，**13** (1): 34 - 37.]

Hua TM, Chen BH, Wang CL. 1996f. Embryonic development of the dorsal skin and scutes of *Alligator sinensis* [J]. *Journal of Anhui Normal University (Natural Science)*, **19** (2): 135 - 139. [华田苗，陈壁辉，王朝林. 1996f. 扬子鳄胚胎背部皮肤及鳞甲的发生. 安徽师大学报 (自然科学版)，**19** (2): 135 - 139.]

Hua TM, Chen BH, hua ZH, Wang CL. 1996g. Development and degeneration of dorsal glands of *Alligator sinensis* [J]. *Sichuan Journal of Zoology*, **15** (2): 59 - 61. [华田苗，陈壁辉，花兆合，王朝林. 1996g. 扬子鳄胚胎背腺的发生及退化. 四川动物，**15** (2): 59 - 61.]

Hua TM, Chen BH, Wang CL. 1998. Histogenesis of the larynx of *Alligator sinensis* [J]. *Acta Zoologica Sinica*, **44** (1): 54 - 60. [华田苗，陈壁辉，王朝林. 1998. 扬子鳄胚胎喉的组织发生. 动物学报，**44** (1): 54 - 60.]

Hua TM, Lu YP, Cai YF, Chen BH. 2000a. Histological and histochemical observations on the liver development of *Alligator sinensis* embryos [A]. In: Amphibian Reptile Branch of Chinese Zoology Society, et al. Cultum Herpetologica Sinica, the eighth edition [M]. 181 - 187. [华田苗，鲁亚平，蔡亚非，陈壁辉. 2000a. 扬子鳄胚胎肝脏发育的组织学及组织化学观察. 见：中国动物学会两栖爬行动物学分会，等. 两栖爬行动物学研究，第8辑. 贵阳：贵州科技出版社. 181 - 187.]

Hua TM, Cai YF, Lu YP. 2000b. Histological and cytochemical observation on the development of metanephros in *Alligator sinensis* embryos [J]. *Chinese Journal of Anatomy*, **23** (6): 506 - 510. [华田苗，蔡亚非，鲁亚平. 2000b. 扬子鳄胚胎后肾发生的组织学及细胞化学观察. 解剖学杂志，**23** (6): 506 - 510.]

Hua TM, Lu YP, Cai YF. 2000c. Histogenesis of thoracic spinal cord of *Alligator sinensis* embryo [J]. *Journal of Anhui Normal University (Natural Science)*, **23** (3): 234 - 237. [华田苗，鲁亚平，蔡亚非. 2000c. 扬子鳄胚胎脊髓胸段的组织发生. 安徽师范大学学报 (自然科学版)，**23** (3): 234 - 237.]

Li K, Liu ZQ, Wang HT, Hua TM. 2002a. Immunohistochemical studies on the development of the pancreas endocrine cells in *Alligator sinensis* embryos [J]. *Chinese Journal of Histochemistry and Cytochemistry*, **11** (3): 264 - 267. [李 堃，刘再群，王海涛，华田苗. 2002a. 扬子鳄胚胎胰腺内分泌细胞发生的免疫组织化学研究. 中国组织化学与细胞化学杂志，**11** (3): 264 - 267.]

Li K, Sun QY, Liu ZQ, Wang HT, Cai YF, Hua TM. 2002b. Immunohistochemical study on development of retina of *Alligator sinensis* embryos [J]. *Chinese Journal of Anatomy*, **25** (6): 537 - 541. [李 堃，孙庆艳，刘再群，王海涛，蔡亚非，华田苗. 2002b. 扬子鳄胚胎视网膜发育的免疫组织化学研究. 解剖学杂志，**25** (6): 537 - 541.]

Lu YP, Hua TM, Chen BH. 1998. Histogenesis of duodenum of *Alligator sinensis* embryos [J]. *Journal of Anhui Normal University (Natural Science)*, **21** (3): 236 - 240. [鲁亚平，华田苗，陈壁辉. 1998. 扬子鳄胚胎十二指肠的组织发生. 安徽师范大学学报，**21** (3): 236 - 240.]

Wang HT, Hua TM, Liu ZQ, Sun QY. 2003. Histological and immunohistochemical studies on the development and degeneration of mesonephros in *Alligator sinensis* embryos [J]. *Chinese Journal of Anatomy*, **26** (2): 109 - 113. [王海涛，华田苗，刘再群，孙庆艳. 2003. 扬子鳄胚胎中肾发生及退化的组织学及免疫组织化学研究. 解剖学杂志，**26** (2): 109 - 113.]